

## 生態学の中の数理モデル

吉山 浩平

環境生態学科

### 琵琶湖との出会い

昨年10月に琵琶湖が眼前に広がる滋賀県立大学環境科学部に着任しました。私と琵琶湖との出会いは1994年夏に遡ります。京都大学理学部の3回生だった私は、生態学研究センター（下阪本、当時）での湖沼実習に参加し、はじめての琵琶湖調査を経験しました。先代の調査船「はす」から見る琵琶湖北湖はとても澄んでいて、実際に透明度も10m近かったことを覚えています。どのように採水し、サンプルを分析したかは覚えていません。しかし、植物プランクトン量の指標であるクロロフィルa濃度を深さ方向にプロットした際に顕れた、水深20m付近にピークを持つ明確なパターンに感銘を受けたことは鮮明に覚えています。光合成により増殖する植物プランクトンが、なぜ光の強い表層付近ではなく、深い層で最大密度を示すのだろうか？この問題は私の心に強く刻まれました。

### 深水層クロロフィル極大という現象

ある程度深さのある湖沼や海洋は春から秋にかけて、水温が急激に変化する水温躍層が形成され、比較的暖かい表水層と冷たい深水層に分断されます。1994年に琵琶湖で観測された現象は、深水層クロロフィル極大(deep chlorophyll maximum)あるいは亜表層クロロフィル極大(subsurface chlorophyll maximum)と呼ばれ、海洋や貧栄養の大型湖沼などで一般的に見られる現象です。一方、中～富栄養湖沼では多くの場合、水温躍層以浅の表水層内でクロロフィルa量は極大を示すことが知られています。一次生産者である植物プランクトンが表水層と深水層のどちらに集中して存在するかにより、引続く高次食物網の挙動は影響を受けます。また、私を感じたようにそれ自体が顕著で興味を引くため、この現象に対して1950年代より数多くの研究が行われてきました。例えばMollとStoermerは1982年に水域の栄養状態とクロロフィル極大の位置が対応する、という仮説を提案しています(貧栄養～富栄養→深い層～浅い層にクロロフィル極大)。この仮説は、中栄養湖である琵琶湖北湖に当てはまるでしょうか。1994年と対照的に、1993年の琵琶湖北湖では、表水層内でクロロフィル極大が観測されました。1993年と1994年で琵琶湖北湖の栄養状態が大きく変化することは難しいので、これら二つの年で性質の大きく異

なるクロロフィル鉛直分布パターンが観測されたことは、MollとStoermerの仮説(中栄養湖では中程度の層にクロロフィル極大が位置する)に合致しないように思われます。加えて、パターンの中に何らかの不連続性の存在を想起させます。

### 数理モデルにより現象を説明する

大学院に進んだ私は、この現象の裏に潜むメカニズムを明らかにすべく、植物プランクトン鉛直分布パターン形成に関する理論研究に着手しました。当時私の目指した到達点は、現象をうまく説明する数理モデルを構築することです。この場合は、鉛直一次元空間上の光、栄養塩、植物プランクトンの動態を数理モデルで表し、解析的あるいは数値的に解いて得た数理モデルの挙動を現象と照らし合わせることとなります。「植物プランクトンの増殖は、光と栄養塩のどちらか不足する一方により制限される」「光は上方より供給され、植物プランクトンの密度に応じて遮光される」「栄養塩は下方(底泥)より拡散により供給される」「植物プランクトンは拡散により分散する」といった一般的な仮定のもと、数理モデルを構築し解析すると、MollとStoermerの仮説の通り、底泥が含む栄養塩量を漸増すると定常状態におけるクロロフィル極大の位置が上方へと連続的に移動することが確かめられました。しかしながらMollとStoermerの仮説に従うということは、この数理モデルは琵琶湖北湖で観察された現象をうまく説明できていないように思われました。

その当時、私は理論研究と並行して、定期的な琵琶湖調査や、陸水に関わる真に学際的な場であった琵琶湖48時間調査(1999年)にも参加しました。一大学院生であった私は、陸水物理・化学・生物を専門とする一線の研究者と接することで、多くのことを学ぶ機会を得ました。その中で、栄養塩の供給と植物プランクトンの分散に関わる鉛直拡散の空間異質性に着目することができました。

水塊は、主として湖面を吹く風と冷却による重たい水の沈み込みによる力が、水温などによる密度成層と拮抗してかき混ぜられます。そのため、表層水はよく混ざる一方で、水温躍層以深は(湖底境界層を除いて)ほとんど混ざりません。当初のモデルでは、拡散係数は深さ方向に一様としていましたが、より正確には拡散係数は表水層で非常に大きく、水温

躍層と深水層で非常に小さいとして与える必要があります。この要因を組み込んだ数理モデルから、表水層で極大を持つパターンと深水層で極大を持つパターンの二者が同一の条件下で双安定な定常状態として存在することが明らかになりました。この結果は、琵琶湖で観測された現象をよりうまく説明しているように思われます。

## 数理モデルを検証する

実験・観察をよりよく説明し、検証可能な予測を導く「モデル」は科学的方法の中核であり、その重要性は疑う余地はありません。本来、すべてのモデルは、それらが導く予測を通して検証・評価される必要があります。生態学におけるモデルは、妥当な仮定から出発し、現象の裏に潜むメカニズムを示唆するだけでなく、予測を導き検証される必要がありますが、生物と環境、生物間の相互作用に関わるパラメータを推定することは非常に困難であり、予測の定量的・定性的検証がきっちりと行われることは非常に稀です。上記モデルは「表水層極大と深水層極大は同一環境下で安定な定常状態として存在する」「環境に攪乱を与えると表水層極大から深水層極大への急激な遷移が生じる」などの予測を導きます。これらは近年「レジームシフト」と呼ばれ、生態学だけでなく、金融工学などでも注目されていますが、実際に検証することは非常に困難です。検証が正当に行われなければ、一つの観察に対して、複数のモデルによる説明が存在し、どちらがより妥当であるかという問題は主観によることとなります。例えば琵琶湖における現象に対しては、河川から表水層へと流入する栄養塩の影響など、モデルに含まれない条件がより大きな要因として働いた可能性があります。なお、科学におけるモデルと数値シミュレーションは区別して考える必要があります。例えば地球温暖化予測をもたらす全球気候モデルのように、多数のパラメータとフィードバック機構を持つモデルの場合、パラメータのさじ加減で定量的予測は如何様にも変化します。それを踏まえた上で、地球温暖化や種の絶滅確率など、定量的予測が実際上重要になる場合もあり、それらは数値シミュレーションと呼ばれます。

大学院を修了後、デラウェア大学(アメリカ・デラウェア州)を経て、ミシガン州立大学ケロッグ生物学研究所で研究員として働く機会を得ました。そこで、「プランクトンタワー」を構築して、上記予測を検証する機会を得ました。プランクトンタワーとは、培養液が満たされた直径20cm、高さ150cmの筒状の実験システムです。採水は2.5cmごとに備えられ

たシリコン孔から注射器を用いて行います。このシステムで、栄養状態が8段階に異なる湖をミニチュアとして再現し、植物プランクトン鉛直分布の時間変化を観察しました。その結果、栄養状態に応じて植物プランクトン鉛直分布に違いは見られたものの、表水層極大と深水層極大の間の不連続性の再現はできませんでした。その一つの理由として、プランクトンタワーでは筒の壁面を通じた熱の流れが相対的に重要となり、成層した状態をうまく維持できなかったことが挙げられます。大型湖沼から実験システムへのスケールダウンは想定以上に困難でした。

これまで理論生態学は、生態学における重要な概念を形成し、研究の方向性を与えることに成功してきました。また、現象をシンプルなモデルで表して理解することは教育的視点から大変重要です。その一方で、複数存在し得るモデルそれぞれの提示するメカニズムが、どれほど現象に寄与しているかを具体的に検証するのは困難であり、多くの場合で見過ごされてきました。モデルが一つまた一つと提案され続ける現状は、科学の発展に寄与しているのでしょうか。理論生態学者である私自身は、今後も現象に対する新たなモデルを提示する作業を続けるとともに、その方向性とあり方について自問し続けたいと考えています。